

PEUPLEMENT MYRMÉCOLOGIQUE ET ÉVALUATION DE L'INVASION  
DE *LINEPITHEMA HUMILE* SUR LES ÎLES DE MARSEILLE  
(BOUCHES-DU-RHÔNE, FRANCE)Laurence BERVILLE<sup>1\*</sup>, Marielle RENUCCI<sup>1</sup>, Patrick VIDAL<sup>2</sup> & Erick PROVOST<sup>1</sup><sup>1</sup> IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale) – UMR CNRS 7263, Aix Marseille Université, Campus Aix Technopôle Arbois-Méditerranée, Pavillon Villemin. F-13545 Aix-en-Provence.<sup>2</sup> Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur (CEN PACA) Immeuble Atrium Bât. B4, avenue Marcel Pagnol. F-13100 Aix-en-Provence.

\* Auteur correspondant. E-mail: Laurence-berville@hotmail.fr

**SUMMARY.**— *Myrmecological community and assessment of Linepithema humile invasion on Marseille Islands (Bouches-du-Rhône, France).*— On islands even more than on continents, intrusive exotic species represent one of the main causes of the biodiversity erosion. Amid all the exotic species, invasive ants are among the most harmful. About 120 years ago, one of them, the Argentine ant (*Linepithema humile*) settled down on the French Mediterranean coast. In Corsica Island, in spite of a strong expansion since fifteen years, the Argentine ant is only present in a discontinuous way along the coast. This heterogeneous distribution could be due to a biotic resistance of a local species *Tapinoma nigerrimum*. Recently, a co-occurrence between *T. nigerrimum* and *L. humile* was observed on the archipelago of the Frioul (Marseille – France). The presence of these two species, as well as the absence of available data on the myrmecofauna of the archipelago, incited us to begin a prospecting campaign. Twenty-six species of ants were observed on only 1.9 km<sup>2</sup>; this is more than 12 % of the French myrmecofauna on less than 0.004 % of its territory. Moreover, the area invaded by *L. humile* (about 3 % of the archipelago) is bounded by the Mediterranean Sea, a natural environment (with dominance of *Messor* spp.) and a semi-natural environment (with dominance of *T. nigerrimum*). The discovery of a front of invasion between *T. nigerrimum* and the invasive species might allow us to study, in the future, in natura, the resistance of *T. nigerrimum* face to *L. humile*, as well as the speed of propagation and thus, better estimate the risks of *L. humile* propagation.

**RÉSUMÉ.**— Les espèces exotiques envahissantes représentent l'une des principales causes de l'érosion de la biodiversité au niveau mondial et plus particulièrement au niveau des systèmes insulaires. Parmi ces espèces, les fourmis invasives sont parmi les plus néfastes. L'une d'entre elles, la Fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) s'est établie dans le sud de la France métropolitaine depuis plus de 120 ans. En Corse, malgré une forte expansion depuis quinze ans, la Fourmi d'Argentine n'est présente que de façon discontinue le long des côtes. Cette distribution hétérogène pourrait être due à une résistance biotique d'une espèce locale *Tapinoma nigerrimum*. Récemment, une co-occurrence entre des *T. nigerrimum* et des *L. humile* a été observée sur l'archipel du Frioul (Marseille – France). La présence de ces deux espèces, ainsi que l'absence de données disponibles sur la myrmécofaune de l'archipel, nous ont incités à entamer une campagne de prospection. Vingt-six espèces de fourmis ont été observées sur seulement 1,9 km<sup>2</sup>, soit plus de 12 % de la myrmécofaune française sur moins de 0,004 % de sa superficie. Cependant, les *L. humile* ont envahi près de 3 % de l'archipel dans une zone bordée au sud par la mer Méditerranée, au nord par un milieu naturel à dominance de *Messor* spp. et au nord-est par un milieu semi-naturel à dominance de *T. nigerrimum*. Toutefois, la découverte de ce front entre les deux espèces pourrait nous permettre d'étudier, dans le futur, la résistance des *T. nigerrimum* face aux invasives *in natura* ainsi que leur vitesse de dispersion et de ce fait mieux évaluer les risques de propagation.

---

Les « invasions biologiques naturelles » ont permis, au cours du temps, la colonisation de nouvelles zones par les êtres vivants et ont contribué à l'évolution et à la structuration des communautés vivantes. Cependant, durant le dernier demi-millénaire, le développement des activités humaines a bouleversé et intensifié ces mécanismes naturels d'invasions. Leur nombre, leur fréquence et la distance parcourue lors de ces « invasions biologiques naturelles » étaient négligeables par rapport aux invasions causées actuellement par le commerce international et les transports (Mack *et al.*, 2000).

Selon une étude de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) les espèces exotiques envahissantes représentent la seconde cause de perte de biodiversité derrière la destruction des habitats (Lowe *et al.*, 2000). En milieux insulaires elles en sont la première cause et provoquent de profonds changements au sein de ces écosystèmes (Courchamp *et al.*, 2003 ; Sax & Gaines, 2008). On estime aujourd'hui que les espèces disparaissent à un rythme de 100 à 1000 fois supérieur au rythme naturel (Pimm & Raven, 2000 ; Singh, 2002 ; Dajoz, 2008), entraînant un appauvrissement du vivant si rapide que cela préfigure la 6ème crise mondiale d'érosion de la biodiversité (Chapin *et al.*, 2000 ; Duncan *et al.*, 2013).

Toutes les espèces introduites ne vont pas induire des conséquences graves au sein des écosystèmes dans lesquels elles s'installent (Mack *et al.*, 2000 ; Williamson, 1996). L'introduction, l'établissement et la propagation d'espèces allochtones se font souvent au détriment d'espèces indigènes. Elles peuvent conduire à un simple appauvrissement de leurs effectifs mais, dans de nombreux cas, l'invasion entraîne leur extinction. De tels effets ont des répercussions préjudiciables au bon fonctionnement des écosystèmes (Williamson, 1996).

Parmi ces espèces invasives, les fourmis forment un groupe prépondérant de plus de 200 espèces et sont classées parmi les envahisseurs entraînant les conséquences les plus néfastes dans les zones où elles ont été introduites (Holway *et al.*, 2002a). Si les fourmis remportent un succès écologique éclatant, c'est parce que leur organisation sociale et la plasticité de cette organisation leur permettent de se déplacer idéalement dans un milieu et de contrôler leurs conditions de nidification (Holway *et al.*, 2002a). Par la diversité de leurs mœurs, de leur organisation sociale et leurs comportements spécialisés, les fourmis parviennent à occuper des niches écologiques distinctes au sein de nombreux écosystèmes terrestres (Hölldobler & Wilson, 1994). Elles exercent par leur nombre énorme un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes (Wilson, 1987) et conditionnent la vie de certaines espèces animales et végétales (Hölldobler & Wilson, 1994).

D'une manière générale, les fourmis invasives affectent les communautés locales par le biais de la compétition, de la prédation et du parasitisme (Diamond & Case, 1986). C'est toutefois au niveau de l'exploitation des sources de nourriture que les fourmis invasives se montrent les plus habiles. Il est évidemment difficile de chiffrer le coût généré par les nuisances des fourmis invasives. En plus de l'impact sur la vie sauvage ou les récoltes, certaines sont nocives pour la santé humaine et/ou celle des animaux (Passera & Aron, 2005). Le problème des fourmis invasives est particulièrement préoccupant, car une fois établies, leurs populations sont difficilement contrôlables (Holway *et al.*, 2002a ; Silverman & Brightwell, 2008), principalement à cause de leur nombre, de leur taille et de leur mode de vie souterrain. Cependant, dans quelques rares cas, des populations de fourmis invasives peuvent disparaître sans l'intervention de l'homme (Cooling *et al.*, 2012, 2015).

La Fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*), originaire d'Amérique du Sud, s'est établie en France métropolitaine et a envahi, en moins d'un siècle, une grande partie des écosystèmes de type méditerranéen et subtropical du globe (Wetterer *et al.*, 2009). En Europe, l'île de Madère semble avoir été le point de départ de l'infestation du continent. Différentes collections de spécimens suggèrent que les Fourmis d'Argentine furent d'abord importées vers Madère, puis involontairement « dispersées » vers le Portugal (Wetterer *et al.*, 2006 ; Wetterer & Wetterer, 2006) et ensuite en Italie [1902] (Silvestri, 1922) ; suivront de nombreux pays et îles à travers tout le bassin méditerranéen. Elle est actuellement présente sur 6 des 7 plus grosses îles de Méditerranée [Sicile (Wetterer *et al.*, 2009), Sardaigne (Casevitz, 1974), Corse (Bernard, 1968), Crète (Fauna Europaea, 2015), Eubée (Fauna Europaea, 2015) et Majorque (Espadaler, 1997)]. En France, elle aurait été introduite à La Seyne-sur-Mer (Var), via l'importation de plants de palmiers depuis les îles Canaries (Chopard, 1921 ; Veyret, 1961) et à Cannes (Alpes-Maritimes), via l'importation d'orchidées et de fougères tropicales depuis l'Amérique du Sud (Chopard, 1921). Bernard (1968) la signale ensuite à Mandelieu et Saint Aygulf (1935), puis en Corse (1960 ; 1968). Enfin, Benois (1973) la signale à La Ciotat en 1972 et à Nice en 1973. Depuis plus de trente ans,

elle s'est implantée dans la région de Perpignan, à Port-Leucate (Passera, 1977). Plus récemment, elle a été signalée sur la totalité de l'île des Embiez (Blanc, 2006 ; Berville, 2013a) et sur les deux principales îles de l'archipel des îles d'Or : Porquerolles et Port-Cros (Orgeas & Ponel, 2009 ; Berville *et al.*, 2012a).

Dans le cadre des invasions biologiques, on observe, parfois, des résistances de la part de la myrmécofaune locale. Ces résistances biotiques sont souvent les derniers boucliers des écosystèmes. En 2009, Blight *et al.* constatèrent une hétérogénéité dans la distribution des populations des Fourmis d'Argentine en Corse. Cette distribution pourrait s'expliquer par la présence d'une ou de plusieurs espèces indigènes comme le suggérait Casevitz-Weulersse et Brun (1999). Blight *et al.* ont ainsi observé que la Fourmi d'Argentine et une espèce du genre *Tapinoma* s'excluaient quasi systématiquement (2009). Déjà, en 1950, Bernard constata que « sur la plage de Tanger » les ouvrières de *T. simrothi* luttèrent contre les Fourmis d'Argentine. Il suggéra que celles-ci ne pouvaient vaincre les *T. simrothi*, expliquant « sans doute la rareté de l'Argentine au Maroc ». De nouvelles études en laboratoire ont mis en évidence une possible résistance biotique de la part de la fourmi *Tapinoma nigerrimum* vis-à-vis de la Fourmi d'Argentine (Blight, *et al.*, 2010).

Lors de récents travaux, la présence de nids de Fourmis d'Argentine (Berville, 2011) et de *T. nigerrimum* (Berville *et al.*, 2013) a été notée sur l'archipel du Frioul. Leur présence, sur une même zone, nous a encouragés à étudier la distribution de ces deux espèces sur l'île. Observons-nous une hétérogénéité dans la distribution des populations des Fourmis d'Argentine ? Quelle est la distribution de l'espèce invasive et des *Tapinoma* sp. sur l'ensemble de l'archipel ? Observe-t-on une disparité dans la myrmécofaune entre les zones envahies et les zones non-envahies ?

De plus, bien qu'il existe une importante littérature sur la Fourmi d'Argentine et malgré l'enjeu majeur qu'elle constitue pour la conservation des milieux naturels, rares sont les données sur cette invasive en Provence continentale et *a fortiori* insulaire. À notre connaissance aucune étude n'a concerné la myrmécofaune des îles provençales. L'absence de données disponibles et les conditions écologiques particulières de l'archipel nous ont incités à entamer une campagne de prospection destinée à fournir de plus amples connaissances sur la myrmécofaune de l'archipel du Frioul. Nous avons donc cherché à savoir quelles étaient les espèces présentes dans ce milieu soumis aux vents, à la sécheresse et au sel.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'archipel du Frioul est constitué des îles de Ratonneau et de Pomègues, ainsi que de l'île d'If, des îlots du Grand Salaman, du Petit Salaman, des Eyglades et du Tiboulen de Ratonneau (Fig. 1). Celui-ci est situé à l'ouest de la ville de Marseille, séparé du continent par moins de 1800 m. Ces îles sont caractérisées par des conditions climatiques très contraignantes avec une pluviométrie très faible et des vents forts. Ce milieu est le plus aride de France et malgré une uniformité apparente, l'archipel compte plus de 350 espèces de plantes (Delauge *et al.*, 2008).

Trois méthodes complémentaires d'échantillonnage ont été utilisées aux printemps 2010 et 2011 pour détecter les fourmis terricoles mobiles de surface, qui constituent la majorité de la myrmécofaune française (Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009).

La première méthode consiste en une prospection visuelle des différents types d'habitat (chasse à vue), durant laquelle la zone d'étude est parcourue au hasard. Cette méthode permet d'observer de nombreuses espèces et de connaître leurs *preferenda* d'habitats. Les individus observés sont géo-référencés et déterminés morphologiquement.

La seconde méthode (placette) consiste en une exploration exhaustive d'une zone de 10 m<sup>2</sup>. Les fourmis observées sur la placette pendant 10 minutes ont été capturées puis déterminées. Il s'agit de placettes circulaires matérialisées par une « borne de géomètre » dont le centre est repéré selon ses coordonnées géographiques. Ces placettes, initialement installées dans le cadre d'un travail réalisé sur les îles des archipels marseillais pour permettre un suivi fin de la dynamique végétale sur le long terme (Baumberger, 2008), ont été, ici, utilisées afin d'effectuer un inventaire exhaustif et minutieux de la myrmécofaune.

Enfin, l'échantillonnage par la méthode des « Pitfall traps », ou pièges Barber consiste à piéger la faune mobile au moyen de pièges enterrés. Un récipient en plastique de 102 mm de profondeur et 53 mm de diamètre est disposé dans le sol, le bord supérieur du récipient arrivant au niveau de la surface du sol. Il est rempli aux ¾ d'un mélange non attractif d'eau et de propylène glycol. Ce dernier agit comme conservateur en évitant la décomposition des insectes récoltés. Afin de

modifier la tension superficielle du mélange, quelques gouttes d'un agent tensioactif sont rajoutées au mélange, permettant ainsi aux individus de couler au fond du récipient. Cette méthode d'échantillonnage ne crée pas de biais de distribution liée à la sensibilité olfactive des insectes (Abensperg-Traun & Steven, 1995). Elle donne une estimation de la faune active au sol en fonction de la densité et de la mobilité des insectes (Greenslade, 1973). Le maillage de pièges a été installé dans différents milieux. Ils ont été disposés selon un réseau de transects de 10 pièges, chaque piège étant espacé de 5 m. Ce maillage permet d'évaluer la richesse et l'abondance de la faune locale. Deux cent soixante-dix pièges Barber ont été disposés sur les îles de Pomègues, Ratonneau et le Tiboulon de Ratonneau, pour une durée de 48 h. Les géoréférences des pièges et des placettes, ainsi que le matériel utilisé sont présentés de façon plus approfondie dans un rapport d'étude pour le Parc National des Calanques (Berville, 2011).

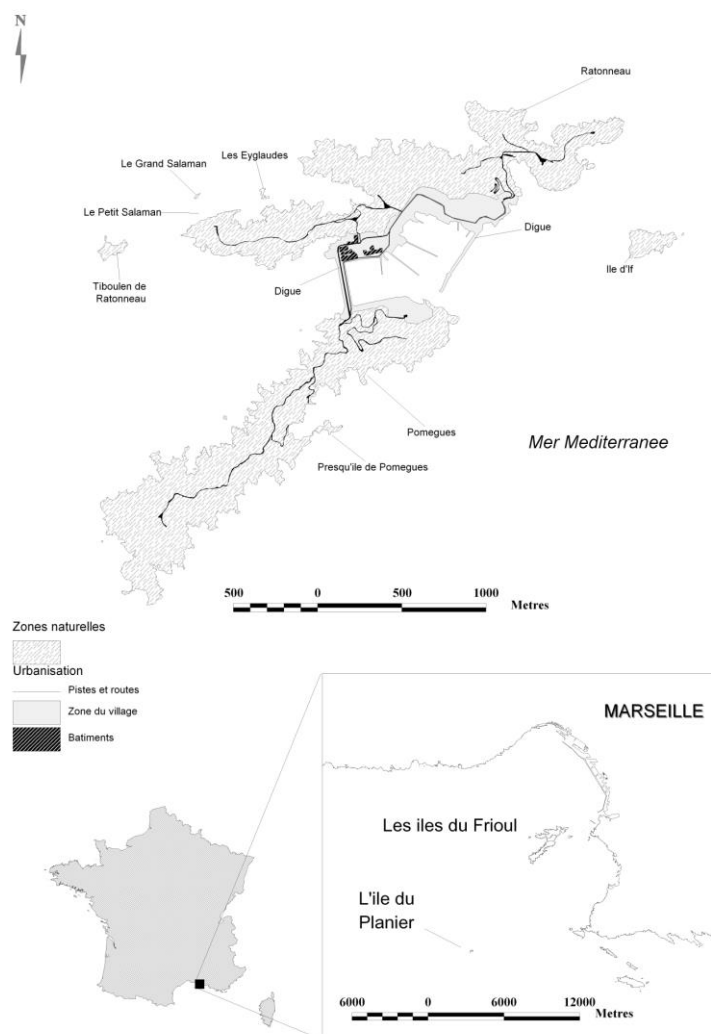


Figure 1.— Localisation et carte de l'archipel du Frioul (MapInfo© – L. Berville).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'inventaire réalisé fournit, grâce à l'ensemble des techniques utilisées et à la pression d'échantillonnage, une bonne estimation des espèces de fourmis présentes (Tab. I), mais d'autres études devront concerner les espèces endogées qui échappent en grande partie à ces techniques.

TABLEAU I

Liste des espèces observées en fonction du lieu et du type d'échantillonnage (*X* représente la chasse à vue, *O* les placettes et  $\emptyset$  les pièges Barber). Abréviations : *Pl* - île du Planier (Berville et al., 2012) ; *If* - île d'If ; *Ey* - Les Eyglaudes ; *P / G Sa* - Les Petit et Grand Salaman ; *P Po* – presque île de Pomègues ; *Po* - île de Pomègues ; *Ra* - île de Ratonneau ; *Ti* - Tiboulen de Ratonneau (Ward et al., 1996 ; Bolton, 2014)

Espèces	Pl	If	Ey	P / G Sa	P Po	Po	Ra	Ti
<i>Aphaenogaster dulcineae</i> Emery, 1924	-	-	-	-	-	-	-	O
<i>Camponotus aethiops</i> (Latreille, 1798)	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Camponotus lateralis</i> (Olivier, 1792)	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Camponotus piceus</i> (Leach, 1825)	-	-	-	-	-	X O	X O $\emptyset$	-
<i>Camponotus sylvaticus</i> (Olivier, 1792)	-	-	-	-	X	X O	X O	X
<i>Crematogaster auberti</i> Emery, 1869	-	X	-	-	X	X O	X O $\emptyset$	O
<i>Crematogaster scutellaris</i> (Olivier, 1792)	-	X	-	-	-	X $\emptyset$	X O	X
<i>Crematogaster sordidula</i> (Nylander, 1849)	-	-	-	-	-	X O	O	-
<i>Formica rufibarbis</i> Fabricius, 1793	-	-	-	-	-	X O	-	-
<i>Hypoponera eduardi</i> (Forel, 1894)	-	-	-	-	-	-	-	O
<i>Lasius grandis</i> Forel, 1909	-	-	-	-	-	X O	-	-
<i>Linepithema humile</i> (Mayr, 1868)	-	-	-	-	-	-	X O	-
<i>Messor barbarus</i> (Linnaeus, 1767)	-	X	-	-	-	X	X O	-
<i>Messor bouvieri</i> Bondroit, 1918	-	X	-	-	-	X O $\emptyset$	X O $\emptyset$	X
<i>Messor structor</i> (Latreille, 1798)	-	-	-	-	-	-	O $\emptyset$	-
<i>Myrmica</i> sp.	-	-	-	-	-	-	O	-
<i>Myrmica ruginodis</i> Nylander, 1846	-	-	-	-	-	-	O	-
<i>Pheidole pallidula</i> (Nylander, 1849)	-	X	-	-	X	X O $\emptyset$	X O $\emptyset$	X
<i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latreille, 1798)	-	X	-	-	X	X O $\emptyset$	X O $\emptyset$	-
<i>Solenopsis</i> sp.	-	X	-	-	-	$\emptyset$	X O	$\emptyset$
<i>Tapinoma nigerrimum</i> (Nylander, 1856)	-	-	-	-	-	-	X O	-
<i>Temnothorax kraussei</i> (Emery, 1916)	-	-	-	-	-	O	O	-
<i>Temnothorax niger</i> (Forel, 1894)	-	-	-	-	-	-	O	-
<i>Temnothorax racovitzai</i> (Bondroit, 1918)	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Temnothorax lichtensteini</i> (Bondroit, 1918)	-	-	-	-	-	-	-	$\emptyset$
<i>Tetramorium</i> gr. <i>caespitum</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	-	-	-	X O	O $\emptyset$
Richesse spécifique globale SY	1	8	1	0	4	15	19	10

L'archipel abrite 26 espèces de fourmis sur seulement 1,9 km<sup>2</sup>, soit plus de 12 % de la myrmécofaune française (Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009), sur moins de 0,004 % de la superficie de la France. Ces 26 espèces appartiennent à 15 genres et 4 sous-familles [*Dolichoderinae* Forel, 1878 ; *Formicinae* Latreille, 1809 ainsi que les *Myrmicinae* et les *Ponerinae* Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835] sur les 6 sous-familles représentées en France. On notera l'absence du genre *Cataglyphis* pourtant bien représenté sur le continent (Della Santa, 1995) et la présence des trois espèces du genre *Crematogaster* actuellement connues de France.

Les fourmis ont colonisé tous les îlots de l'archipel abritant de la végétation. Ainsi, malgré leurs faibles superficies, la très faible colonisation des îlots par la végétation et/ou leur éloignement, les îlots des Eyglaudes abritent une espèce de fourmi du genre *Tetramorium* gr. *caespitum*, tout comme l'îlot du Planier (Berville *et al.*, 2012b). Les *Pheidole pallidula*, *Tetramorium* gr. *caespitum* et les *Crematogaster auberti* sont les trois espèces les plus répandues sur l'archipel. Le Tiboulen de Ratonneau et l'île d'If abritent respectivement huit et dix espèces. Cependant, tandis que toutes les espèces présentes sur l'île d'If ont été retrouvées sur l'île de Ratonneau, trois espèces du Tiboulen n'ont été observées nulle part ailleurs sur l'archipel. Il s'agit d'*Aphaenogaster dulcineae*, *Hypoponera eduardi* et *Temnothorax lichtensteini*. La pression d'échantillonnage exercée sur les très petits îlots est souvent plus forte que sur les îles plus grandes, et permet parfois, l'observation d'espèces aux mœurs souterraines comme les *H. eduardi* et *A. dulcineae*.

Malgré une superficie assez similaire (Ratonneau : 1,087 km<sup>2</sup> et Pomègues : 1,005 km<sup>2</sup>), une distance faible (240 m) et la construction en 1824 d'une digue qui les relie, l'indice de similarité de Sorensen de la myrmécofaune des îles de Ratonneau et de Pomègues est modéré (Is = 0,64). En effet, sur les 19 espèces observées sur l'île de Ratonneau, 8 espèces sont absentes de l'île de Pomègues et inversement, 4 espèces sur 15 sont présentes sur l'île de Pomègues mais absentes de l'île de Ratonneau (Tab. I). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette observation. La première étant que les techniques et la pression d'échantillonnage n'ont pas permis de découvrir toutes les espèces. Ce pourrait être le cas de *Tetramorium* gr. *caespitum* qui est présente sur tous les îlots et îles abritant de la végétation, sauf Pomègues et sa presqu'île. Une seconde hypothèse serait que les îles, bien qu'écologiquement proches, renferment des différences phytosociologiques significatives pour le maintien de certaines espèces de fourmis, comme les fourmis arboricoles. En effet, l'île de Pomègues renferme des peuplements de Pin d'Alep ainsi qu'un matorral arborescent à Lentisque absents sur l'île de Ratonneau. Dans ces milieux nous avons pu observer *Camponotus lateralis* et *Camponotus aethiops*. Enfin, une troisième hypothèse serait que la présence d'un port sur l'île de Ratonneau a permis la colonisation de l'île par de nouvelles espèces ; hypothèse soutenue par la présence de l'invasive *L. humile* (Fig. 2) dans le village et de *Tapinoma nigerrimum*, celle-ci étant absente d'un grand nombre d'îles de Provence (Berville, 2013b). Une interaction des trois hypothèses n'est pas à exclure.



Figure 2.— Ouvrière de *Linepithema humile* (Photo P. Ponel).

Les prospections sur l'ensemble des îles ont permis de démontrer la présence des Fourmis d'Argentine exclusivement dans le village (sur Ratonneau, Fig. 3). Les conditions d'isolement et les restrictions aux débarquements semblent être les seules protections des îlots. Le cas de l'île d'If reste un mystère : malgré sa longue occupation humaine, son ancienne prison, son ancien restaurant et les assauts, une grande partie de l'année, de touristes venant de ports envahis (Marseille et le village du Frioul), la Fourmi d'Argentine y est absente.



Figure 3.— Localisation des nids de Fourmis d'Argentine (triangles) et des *Tapinoma nigerrimum* (cercles) dans le village du Frioul (MapInfo© – L. Berville).

Les zones envahies de l'île de Ratonneau se situent à proximité immédiate des activités humaines (port, restaurants, jardins d'ornementation, etc.). Le point d'infestation le plus important se situe au niveau de la caserne des pompiers ; lieu idéal pour ces fourmis qui aiment l'humidité, assez rare dans le reste de l'île. L'Homme apparaît donc être le moteur essentiel - voire l'unique moteur - de sa propagation sur l'île et, comme dans de nombreux cas, les Fourmis d'Argentine se sont propagées ensuite dans les milieux naturels adjacents. La zone d'invasion représente une surface d'environ 5,7 ha ( $\approx 6,2\%$  de l'île de Ratonneau) et est bordée par la mer Méditerranée, un milieu naturel à dominance de *Messor* spp. et un milieu semi-naturel à dominance de *Tapinoma nigerrimum* (Fig. 3). La Fourmi d'Argentine n'a pas été observée dans les nombreux forts, les batteries, les stations d'éclairage, l'hôpital et les blockhaus allemands. Nous pouvons émettre l'hypothèse que les Fourmis d'Argentine n'étaient pas présentes au moment des constructions de ces bâtiments (sémaphore : 1904) et de leurs utilisations [batteries françaises : 1941-1942 ; blockhaus : 1943-1945]. L'ancien village et le port de pêche de Pomègues ne sont pas non plus envahis. L'île a été sous protection militaire jusqu'à l'année 1972 puis le terrain a été rattaché à la ville de Marseille et le village a été construit *ex-nihilo*, en 1974 (Delauge *et al.*, 2008). L'importation de matériaux de construction pour le village depuis Marseille a peut-être permis l'arrivée de la Fourmi d'Argentine.

La vitesse de propagation de la Fourmi d'Argentine est très variable : de 19 à 150 m par an (Casellas-Febrellas, 2004 ; Holway, 1998). Cette vitesse peut paraître faible, mais à l'échelle d'une petite île et avec un apport constant de nouvelles propagules, l'invasion peut devenir rapidement

totale, comme sur l'île des Embiez (Berville, 2013a). La phase d'établissement d'une espèce invasive est l'une des étapes les plus critiques. Sur l'archipel du Frioul, on peut poser comme hypothèse que les Fourmis d'Argentine ont d'abord trouvé refuge dans les habitations et les jardins privés. Les *Tapinoma nigerrimum* n'ayant pas pour habitude de pénétrer dans les habitations, les Fourmis d'Argentine ont pu s'installer et y prospérer. *T. nigerrimum* se retrouve également dans les milieux ouverts, mais plus rarement dans les milieux fermés (Blight *et al.*, 2014). Sur l'île de Ratonneau, on observe des nids épars dans les milieux naturels (Fig. 3) ainsi qu'un ensemble de colonies interconnectées d'une forte densité près de la zone de front. Cette forte densité pose parfois des problèmes de « promiscuité » avec les humains, car les *T. nigerrimum* ont comme caractéristique de défendre vigoureusement leurs nids. Chaque contact entre le dôme d'un nid et un intrus engendre une attaque massive des ouvrières (plusieurs centaines en quelques secondes), qui mordent tout assaillant. Au sein de la zone à *T. nigerrimum*, on note la présence d'autres fourmis [*Crematogaster scutellaris*, *Messor barbarus*, *Messor bouvieri*, *Pheidole pallidula*, *Plagiolepis pygmaea* et *Tetramorium* gr. *caespitum*], alors que seules des ouvrières de *P. pygmaea* sont présentes dans la zone à *L. humile*.

Ce front entre les deux espèces, facile d'accès, constitue un terrain privilégié pour mettre en place une étude visant à étudier les mécanismes de compétition entre ces deux espèces. La connaissance des aptitudes de résistance des *T. nigerrimum* face aux Fourmis d'Argentine pourrait nous permettre d'identifier dans le futur les potentialités de résistance des *T. nigerrimum* face aux invasives *in natura* et ainsi vérifier l'hypothèse avancée par Way *et al.* (1997) et Blight *et al.* (2009, 2010) d'une résistance de *T. nigerrimum* face à l'invasive. En effet, mieux connaître les effets de l'invasion de la Fourmi d'Argentine, les résistances biotiques possibles et la vitesse de dispersion de cette fourmi, constitueront une base pour de futures actions de contrôle et de gestion visant à protéger la biodiversité des îles de Provence.

## REMERCIEMENTS

Merci à tous les agents du Ceep / Cen Frioul [Christophe Lauzier, Lilas Gallimard, Lorraine Anselme, Mathieu Imbert] pour leur aide et l'accueil qu'ils nous ont fait, et le temps qu'ils ont consacré lors de tous ces débarquements. Un grand merci au Dr. P. Ponel (pour la photo de *L. humile*) et au Dr. X. Espadaler (pour la détermination des *Aphaenogaster dulcinea* et *Temnothorax niger*). Ce travail rentre dans le cadre de la thèse de doctorat de L. Berville, financée par une bourse BDE Région PACA/ EcoMed.

## RÉFÉRENCES

- ABENSPERG-TRAUN, M. & STEVEN, D. (1995).— The effects of pitfall traps diameter on ant species richness (Hymenoptera: Formicidae) and species composition of the catch in a semi-arid eucalypt woodland. *Austral. J. Ecol.*, 20: 282-287.
- ANTWEB (2016).— [site web] Ward, P.S. (ed.). *AntWeb: Ants of California*. Available from: <http://www.AntWeb.org/california.jsp>. Accessed 24 janvier 2016.
- BAUMBERGER, T. (2008).— *Étude diachronique de l'impact des Goélands leucophées sur les communautés végétales des îles de Marseille*. Rapport de Master 2 recherche, Université de Paul Cézanne/ IMEP, Marseille.
- BENOIS, A. (1973).— Influence of ecological factors on annual cycle and seasonal activity of Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) from French riviera. *Insectes Sociaux*, 20: 267-295.
- BERNARD, F. (1935).— Hyménoptères prédateurs des environs de Fréjus. *Ann. Soc. Entomol. France*, 104: 31-72.
- BERNARD, F. (1950).— Notes biologiques sur les cinq fourmis les plus nuisibles dans la région méditerranéenne. *Rev. Pathol. Végét. & Entomol. Agric. France*, 29: 26-42.
- BERNARD, F. (1960) (« 1959 »).— Fourmis récoltées en Corse par J. Bonfils (1957). *CR Somm. Séances Soc. Biogéogr.*, 36:108-114.
- BERNARD, F. (1968).— *Les fourmis, Hymenoptera, Formicidae d'Europe occidentale et septentrionale*. Collection Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen (3), éd. Masson, Paris.
- BERVILLE, L. (2011).— *Inventaire myrmécologique & Études de la capacité d'invasion, de dispersion et de contrôle de la fourmi d'Argentine (Linepithema humile) sur les îles du Frioul*. Rapport Imbe / Ceep, Marseille.



- BERVILLE, L. (2013a).— *Inventaire myrmécologique de l'île des Embiez*. Rapport Imbe / Institut Océanographique P. Ricard, Marseille.
- BERVILLE, L. (2013b).— *La fourmi d'Argentine (Linepithema humile) face à une fourmi dominante du genre Tapinoma en milieu insulaire : Écologie chimique, comportement et dynamique d'invasion*. Thèse de Doctorat, Aix-Marseille Université, Marseille.
- BERVILLE, L., BAZIN, N., PONEL, P., PAVON, D., VIDAL, P., DURAND, J-P., CUCHET, T., FIQUET, P., IMBERT, M. & LAMBRET, P. (2012b).— Données nouvelles sur la répartition de *Pseudomogoplistes squamiger* (Fischer, 1853) [Orthoptera, Mogoplistidae] en Provence et en Corse. *L'Entomologiste*, 68: 69-72.
- BERVILLE, L., HEFETZ, A., ESPADALER, X., LENOIR, A., RENUCCI, M., BLIGHT, O. & PROVOST, E. (2013).— Differentiation of the ant genus *Tapinoma* (Hymenoptera: Formicidae) from the Mediterranean Basin by species-specific cuticular hydrocarbon profiles. *Myrmecol. News*, 18:77-92.
- BERVILLE, L., RENUCCI, M. & PROVOST, E. (2012a).— Mise en place de protocoles de contrôle de la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) sur les îles de Port-Cros et Porquerolles. *Scientific Reports of the Port-Cros National Park*, 26: 91-108.
- BLANC, S. (2006).— *Hétérogénéité chimique dans une homogénéité génétique et comportementale putative chez Linepithema humile*. Rapport de Master 2 Recherche, Aix-Marseille Université / IMEP, Marseille.
- BLIGHT, O., ORGEAS, J., RENUCCI, M., TIRARD, A. & PROVOST, E. (2009).— Where and how Argentine ant (*Linepithema humile*) spreads in Corsica? *CR Biologies*, 332: 747-751.
- BLIGHT, O., ORGEAS, J., TORRE, F. & PROVOST, E. (2014).— Competitive dominance in the organisation of Mediterranean ant communities. *Ecol. Entomol.*, 39: 595-602.
- BLIGHT, O., PROVOST, E., RENUCCI, M., TIRARD, A. & ORGEAS, J. (2010).— A native ant armed to limit the spread of the Argentine ant. *Biol. Invasions*, 12: 3785-3793.
- BOLTON, B. (2014).— *An online catalog of the ants of the world*. Available from <http://antcat.org>. (accessed 26 February 2016).
- CASELLAS-FEBRELLAS, D. (2004).— Tasa de expansión de la hormiga argentina, *Linepithema humile* (Mayr 1868), (Hymenoptera, Dolichoderinae) en un área mediterránea. *Bol. Asoc. Española Entomol.*, 28: 207-216.
- CASEVITZ, J. (1974).— Ants collected in Corsica and in Sardinia. *Ann. Soc. Entomol. France*, 10: 611-621.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. & BRUN, P. (1999).— Présence en Corse de la fourmi d'Argentine, *Linepithema humile* (Mayr) (Formicidae Dolichoderinae). *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse*, 686-687: 151-162.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. & GALKOWSKI, C. (2009).— Liste actualisée des Fourmis de France (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Soc. Entomol. France*, 114: 475-510.
- CHAPIN, S., ZAVALA, E.S., EVINER, V.T., NAYLOR, R., VITOUSEK, P.M., REYNOLDS, H.L., HOOPER, D.U., LAVOREL, S., SALA, O.E., HOBIE, S.E., MACK, M.C. & DÍAS, S. (2000).— Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- CHOPARD, L. (1921).— La fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis* var. *arrogans* dans le midi de la France. *Ann. Epiphyties*, 7: 237-265.
- COOLING, M., HARTLEY, S., SIM, D.A. & LESTER, P.J. (2012).— The widespread collapse of an invasive species: Argentine ants (*Linepithema humile*) in New Zealand. *Biol. Lett.*, 8: 430-433.
- COOLING, M. & HOFFMANN, B.D. (2015).— Here today, gone tomorrow: declines and local extinctions of invasive ant populations in the absence of intervention. *Biol. Invasions*, 17: 3351-3357.
- COURCHAMP, F., CHAPUIS, J.-L. & PASCAL, M. (2003).— Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.*, 78: 347-383.
- DAJOZ, R. (2008).— *La biodiversité : l'avenir de la planète et de l'homme*. Editions Ellipses, Paris.
- DELAUGE, J., RICHARD, F., TRANCHANT, Y., BOUVIER, J. & FLEURY, C. (2008).— *Les îles de Marseille. Découverte du Frioul*, Édition Alpes de Lumière, n° 157, Forcalquier.
- DELLA SANTA, E. (1995).— Fourmis de Provence. *Faune de Provence* (CEEP), 16: 5-38.
- DIAMOND, J. & CASE, T.J. (1986).— Overview: introductions, extinctions, exterminations and invasions. Pp 65-79 in: J. Diamond & T.J. Case (eds.), *Community ecology*. Harper & Row, New-York.
- DUNCAN, R.P., BOYER, A.G. & BLACKBURN, T.M. (2013).— Magnitude and variation of prehistoric bird extinctions in the Pacific. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 110: 6436-6441.
- ESPADALER, X. (1997).— Catàleg de les formigues (Hymenoptera: Formicidae) dels països catalans. *Sessió Conjunta d'Entomologia de la Institució Catalana d'Història Natural i de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, IX: 23-42.
- FAUNA EUROPAEA (2015).— [site web] *Fauna Europaea version 2.5*. Web Service available online at <http://www.faunaeur.org>. Distribution *Linepithema humile* Mayr, April 2015.
- GREENSLADE, P.J.M. (1973).— Sampling ants with pitfall traps: Digging-in effect. *Insectes Sociaux*, 20: 343-353.
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. (1990).— *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. (1994).— *Voyage chez les fourmis : Une exploration scientifique (Journey to the Ants: A story of Scientific Exploration)*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA). Science ouverte, éditions du Seuil, Paris.
- HOLWAY, D.A. (1998).— Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia*, 115: 206-212.
- HOLWAY, D.A., LACH, L., SUAREZ, A.V., TSUTSUI, N.D. & CASE, T.J. (2002).— The causes and consequences of ant invasions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 33: 181-233.
- LOWE, S., BROWNE, M. & BOUDJELAS, S. (2000).— 100 of the world's worst invasive alien species. *Aliens*, 12 S: 1-12.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. (2000).— Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Applic.*, 10: 689-710.
- ORGEAS, J. & PONEL, P. (2009).— *Inventaire & Conservation de l'entomofaune des milieux marginaux et agricoles des îles de Port-Cros et Porquerolles*. Rapport IMEP / Parc National de Port-Cros, Aix en Provence.
- PASSERA, L. (1977).— Peuplement myrmécologique du cordon littoral du Languedoc-Roussillon : modifications anthropiques. *Vie et Milieu*, 27 : 249-265.
- PASSERA, L. & ARON, S. (2005).— *Les Fourmis : comportement, organisation sociale et évolution*. Collection Canadian Science Publishing, éditions NRC Research Press, Canada.
- PIMM, S. & RAVEN, P. (2000).— Biodiversity – Extinction by numbers. *Nature*, 403: 843-845.
- SAX, D.F. & GAINES, S.D. (2008).— Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 105: 11490-11497.
- SILVERMAN, J. & BRIGHTWELL, R.J. (2008).— The Argentine ant: Challenges in managing an invasive unicolonial pest. *Ann. Rev. Entomol.*, 53: 231-252.
- SILVESTRI, F. (1922).— La Formica Argentina. *R. Laboratorio di Entomologia Agraria Portici*, 1-7.
- SINGH, J.S. (2002).— The biodiversity crisis: A multifaceted review. *Curr. Sci.*, 82: 638-647.
- VEYRET, M. (1961).— La fourmi d'Argentine dans la région toulonnaise. *Bull. Soc. Sci. Nat. Archéol. Toulon et Var*. Janvier-Février 1961 n° 132.
- WARD, P.S., BOLTON, B.B., SHATTUCK, S.O. & BROWN, W.L. JR. (1996).— A bibliography of ant systematics. *University of California Publications in Entomology*, 116:1-417. Available from <http://antcat.org>. (accessed 26 February 2016).
- WAY, M.J., CAMMELL, M.E., PAIVA, M.R. & COLLINGWOOD, C.A. (1997).— Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes Sociaux*, 44: 415-433.
- WETTERER, J.K., ESPADALER, X., WETTERER, A.L., AGUIN-POMBO, D. & FRANQUINHO-AGUIAR, A.M. (2006).— Long-term impact of exotic ants on the native ants of Madeira. *Ecol. Entomol.*, 31: 358-368.
- WETTERER, J.K. & WETTERER, A.L. (2006).— A disjunct Argentine ant metacolonies in Macaronesia and southwestern Europe. *Biol. Invasions*, 8: 1123-1129.
- WETTERER, J.K., WILD, A.L., SUAREZ, A.V., ROURA-PASCUAL, N. & ESPADALER, X. (2009).— Worldwide spread of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol. News*, 12: 187-194.
- WILLIAMSON, M. (1996).— *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- WILSON, E.O. (1987).— Causes of ecological success - The case of the ants, The 6th tansley lecture. *J. Anim. Ecol.*, 56: 1-9.